ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS COLECCIONES DE PALMAS (ARECACEAE) DEL ESTADO ZULIA, VENEZUELA

Juan Arias[1] *y Fred Stauffer*[2]

[1]Laboratorio de Ecología Vegetal y Sistemática de Plantas Vasculares, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela. [2]Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Université de Genève, Laboratoire de Systématique Végétale et Biodiversité. Ch. de L'Impératrice 1, Chambésy, Genève, Suiza. jcariasj@gmail.com

COMPENDIO

Se presenta un estudio sobre el estado del conocimiento actual de las colecciones de palmas (Arecaceae) del estado Zulia, realizado por medio de una revisión de ejemplares depositados en los herbarios venezolanos CAR, HERZU, HMBLUZ, MYF, VEN y los herbarios norteamericanos NY y US. Como resultado se encontraron 223 exsiccata contentivos de 27 taxa específicos e infraespecíficos correspondientes a los géneros: ***Acrocomia*** Mart., ***Attalea*** Kunth**,** ***Bactris*** Jacq. ex Scop., ***Chamaedorea*** Willd., ***Copernicia*** Mart. ex Endl., ***Desmoncus*** Mart., ***Euterpe*** Mart., ***Geonoma*** Willd**.,** ***Hyospathe*** Mart., ***Oenocarpus*** Mart., ***Prestoea*** Hook. f., ***Sabal*** Adans. ***y Wettinia*** Poepp. ex Endl. Los géneros con mayor número de especies son ***Geonoma*** (5 spp.) y ***Bactris*** (4 spp.). Las especies representadas con mayor número de ejemplares depositados en herbarios son ***Chamaedorea pinnatifrons*** (28), ***Bactris pilosa*** (19) y ***Geonoma interrupta*** (19). Los herbarios con mayor número de muestras depositadas son VEN (100), NY (58), HERZU (23) y HMBLUZ (20). Se realizó un análisis de colectas por localidades a partir del cual se constató la necesidad de realizar estudios florísticos en zonas poco exploradas del estado con potencial riqueza de especies de palmeras.

PALABRAS CLAVE

Arecaceae, colecciones, Zulia, Venezuela.

Recibido: 24/07/12 Aceptado: 27/11/12

CURRENT STATE OF THE KNOWLEDGE OF PALM COLLECTIONS (ARECACEAE) OF ZULIA STATE, VENEZUELA

ABSTRACT

We present a study on the current status of the knowledge of palm collections (Arecaceae) of Zulia state, throughout a revision of herbarium specimens of the Venezuelan herbaria CAR, HERZU, HMBLUZ, MYF and VEN as well as the North American Herbaria of NY and US. As a result, it was found 223 exsiccata corresponding to 27 specific and infraspecific taxa for the genera: ***Acrocomia*** Mart., ***Attalea*** Kunth**,** ***Bactris*** Jacq. ex Scop., ***Chamaedorea*** Willd., ***Copernicia*** Mart. ex Endl., ***Desmoncus*** Mart., ***Euterpe*** Mart., ***Geonoma*** Willd**.,** ***Hyospathe*** Mart., ***Oenocarpus*** Mart., ***Prestoea*** Hook. f., ***Sabal*** Adans. and ***Wettinia*** Poepp. ex Endl. The genera with more species are ***Geonoma*** (5 spp.) and ***Bactris*** (4 spp.). Species with larger number of voucher specimens deposited are ***Chamaedorea pinnatifrons*** (28), ***Bactris pilosa*** (19) and ***Geonoma interrupta*** (19). The herbaria with the highest number of voucher specimens deposited are VEN (100), NY (58), HERZU (23) and HMBLUZ (20). Based on an analysis of collections by localities, it was confirmed the strong need to undertake further floristic studies in poorly studied areas of the state with potential high palm species richness.

KEY WORDS

Arecaceae, collections, Zulia, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Las palmeras (familia Arecaceae) son comunes en todo el trópico americano y abundan en las regiones calientes y húmedas continentales como en archipiélagos, especialmente en las áreas cubiertas por bosques tropicales (Vormisto *et al*. 2004 y Bjorholm *et al*. 2005). Este grupo de monocotiledóneas representa un recurso amplio e intensivamente utilizado por muchos pobladores sudamericanos, sobre todo en las zonas rurales donde lo usan para producir materiales de construcción, combustible, alimentos, medicinas y para muchos otros propósitos (Balslev y Barfod 1987, Kahn y Arana 2008, Sosnowska y Balslev 2008).

Las arecáceas suelen ser abundantes en términos de especies e individuos y se encuentran en todos los estratos de la comunidad vegetal (Scariot 1999) ofreciendo recursos de hábitat y disponibilidad de alimentos a muchas especies

animales y vegetales (Cabrera y Wallace 2007) al proveer de sustrato a diversos organismos epífitos y al producir flores y frutos que son aprovechados por animales nectarívoros y frugívoros, constituyendo un elemento conspicuo e importante en la estructura y ecología de los bosques tropicales (Balslev *et al*. 2008).

En Venezuela, la familia se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de todo el territorio continental, no así en las dependencias federales insulares, y está representada por cerca de 300 especies, de las cuales 109 son autóctonas (Stauffer 1999, Hoyos y Braun 2001). A pesar del conocimiento existente sobre esta familia botánica, la riqueza y diversidad de palmeras autóctonas de Venezuela permanece insuficientemente conocida. Una revisión de la colección de Arecaceae depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), indicó que el Zulia es uno de los estados del país donde se ha colectado la mayor cantidad de palmas (Espinoza 2008); sin embargo, se evidenció la necesidad de llevar a cabo un estudio completo de la familia en zonas del país donde las colecciones son realmente escasas, pero que aún pudieran concentrar una gran riqueza y diversidad de palmeras (Stauffer 1999, Espinoza 2008).

El presente estudio tiene por objetivo presentar los resultados de una revisión de las colecciones de palmas del estado Zulia depositadas en los herbarios CAR, HERZU, HMBLUZ, NY, MYF, US y VEN. Se actualiza el conocimiento sobre las especies nativas presentes en la región y se presenta un análisis sobre el estatus de las colecciones de palmas del estado Zulia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estado Zulia está situado al noroeste de Venezuela, en los límites con Colombia; tiene 63100 km^2 de la superficie total del país. Está limitado al norte por el Golfo de Venezuela, al sur por los estados Mérida y Táchira y la República de Colombia; al este por los estados Falcón, Lara y Trujillo y al oeste por la República de Colombia (COZUD 1975). La región zuliana está ubicada entre los paralelos 8° y 11° Norte y los meridianos 70° y 73° Oeste (Fig. 1).

El clima es tropical, con dos periodos lluviosos de abril a noviembre y de enero a marzo. El total anual de precipitación se distribuye en toda la región en forma diferente, ya que al sur del lago llega a 3500 mm, disminuyendo paulatinamente hacia el norte hasta alcanzar 125 mm en La Guajira.

Se realizó una revisión de ejemplares de palmas del estado Zulia depositados en los Herbarios VEN (Herbario Nacional de Venezuela), HERZU (Herbario de la Universidad del Zulia "Omar Zambrano"), CAR (Herbario del Museo de

Historia Natural Fundación La Salle), MYF (Herbario "Víctor Manuel Ovalles" de la Facultad de Farmacia de la Universidad Central de Venezuela) y HMBLUZ (Herbario del Museo de Biología de la Universidad del Zulia). Igualmente fueron consultados especímenes depositados en los herbarios norteamericanos del New York Botanical Garden (NY) y del Smithsonian Institution (US). Las siglas de los herbarios se corresponden a la publicación de Holmgren *et al.* (1990). Se corroboró la información de las etiquetas de los ejemplares respectivamente con la de las bases de datos de cada herbario; se recopilaron datos sobre el número de géneros, especies, muestras por especies, localidades, colectores principales y especialistas que han revisado e identificado las colecciones. Se realizó un mapa de distribución de las colecciones de arecáceas en la región zuliana.

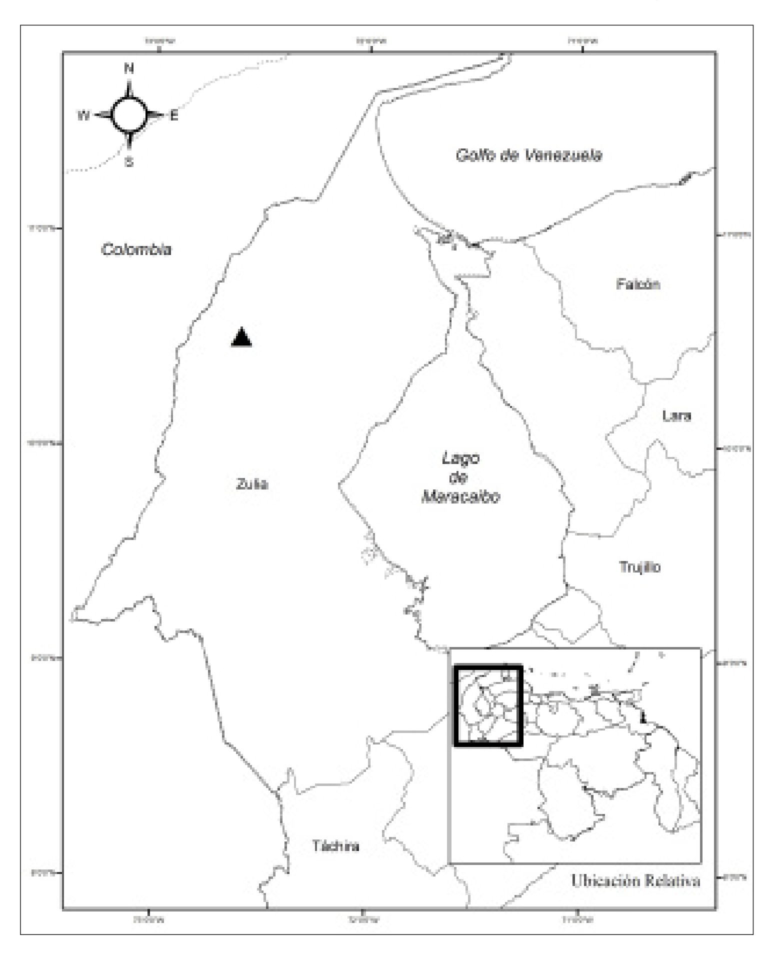


Fig. 1. Ubicación geográfica del estado Zulia, Venezuela.

Se realizó un análisis de las colecciones por localidades para evaluar el alcance del inventario florístico de las arecáceas a lo largo de la región, e identificar posibles vacios de información florística sobre esta familia en dichas localidades. Además, se efectuó un análisis temporal de las colecciones de palmeras de la región a través de diferentes períodos de colecta, para evaluar comparativamente los aportes (por épocas) al inventario florístico de las palmas de la región.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CONOCIMIENTO ACTUAL DE LAS COLECCIONES DE PALMAS (ARECACEAE) DEL ESTADO ZULIA

Como resultado del presente estudio, se conoce actualmente para el estado Zulia un total de 27 taxones específicos e infraespecíficos agrupados en 13 géneros: ***Acrocomia, Attalea, Bactris***, ***Chamaedorea***, ***Copernicia***, ***Desmoncus***, ***Euterpe, Geonoma, Hyospathe***, ***Oenocarpus, Prestoea***, ***Sabal*** y ***Wettinia***, pertenecientes a la familia Arecaceae. Los géneros con mayor número de especies son ***Geonoma*** (5 spp.) y ***Bactris*** (4 spp.), seguidos de ***Chamaedorea***, ***Desmoncus*** y ***Oenocarpus*** con dos especies cada uno; los restantes géneros, en orden subsiguiente están representados cada uno por un taxón específico o infraespecífico conocido (Fig. 2).

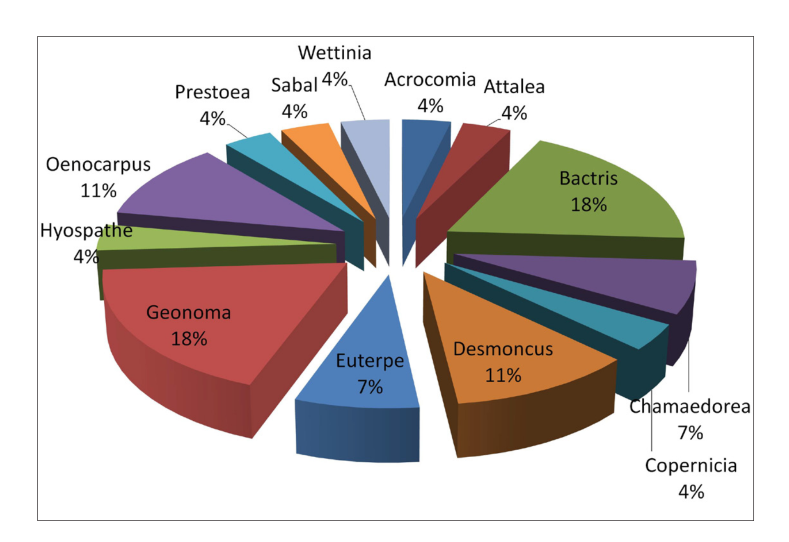


Fig. 2. Géneros con mayor porcentaje de taxa específicos e infraespecíficos contenidos en las colecciones de palmas del estado Zulia.

Los taxones registrados en el presente estudio son: ***Acrocomia aculeata***, ***Attalea butyracea***, ***Bactris gasipaes*** var. ***chichagui***, ***Bactris major*** var. ***major***, ***Bactris pilosa***, ***Bactris setulosa***, ***Chamaedorea linearis***, ***Chamaedorea pinnatifrons***, ***Copernicia tectorum***, ***Desmoncus orthacanthos***, ***Desmoncus polyacanthos*** var. ***polyacanthos***, ***Desmoncus*** sp., ***Euterpe precatoria***, ***Euterpe precatoria*** var. ***longevaginata***, ***Euterpe precatoria*** var. ***precatoria***, ***Geonoma deversa***, ***Geonoma interrupta***, ***Geonoma lehmannii***, ***Geonoma macrostachys*** var. ***acaulis***, ***Geonoma undata***, ***Hyospathe pittieri***, ***Oenocarpus bataua*** var. ***bataua***, ***Oenocarpus mapora***, ***Oenocarpus*** sp., ***Prestoea acuminata***, ***Sabal mauritiiformis*** y ***Wettinia praemorsa***.

Tal como se aprecia en la Tabla I, la especie más colectada ha sido ***C. pinnatifrons***, con 28 muestras depositadas, repartidas en los diferentes herbarios revisados, seguida de ***B. pilosa*** y ***G. interrupta*** (19 muestras), ***B. gasipaes*** var. ***chichagui*** y ***G. deversa*** (14 muestras respectivamente). Por otro lado ***G. lehmannii***, ***G. undata*** y ***P. acuminata*** contienen solo una muestra representada en los herbarios revisados, por lo que pudieran ser especies poco comunes en la región, siendo crítico conocer el estatus de sus poblaciones y de su hábitat.

Tabla I. Lista de las especies de palmas (Arecaceae) del estado Zulia depositadas en los herbarios revisados.

N°	Especies	Herbarios	Nº muestras
1	***Acrocomia aculeata*** (Jacq.) Lodd. ex Mart.	HERZU (1); NY (2); VEN (2)	5
2	***Attalea butyracea*** (Mutis ex L.f.) Wess. Boer.	NY (7); VEN (8)	15
3	***Bactris gasipaes*** Kunth var. ***chichagui*** (H. Karst.) A.J.Hend.	HERZU (2); NY (5); VEN (7)	14
4	***Bactris major*** Jacq. var. ***major***	HERZU (5); NY (3); VEN (3)	11
5	***Bactris pilosa*** H. Karst.	HERZU (1); NY (7); US (3); VEN (8)	19
6	***Bactris setulosa*** H. Karst.	HERZU (1); VEN (1)	2
7	***Bactris*** sp.	HMBLUZ (3); VEN (4)	7
8	***Chamaedorea linearis*** (Ruiz & Pav.) Mart.	HMBLUZ (3)	3
9	***Chamaedorea pinnatifrons*** (Jacq.) Oerst.	CAR (3); HERZU (5); HMBLUZ (2); MYF (1); NY (2); US (3); VEN (12)	28
10	***Copernicia tectorum*** (Kunth) Mart.	HERZU (1); NY (1); US (1); VEN (4)	7

Tabla I. Continuación.

N°	Especies	Herbarios	Nº muestras
11	***Desmoncus orthacanthos*** Mart.	NY (2); VEN (1)	3
12	***Desmoncus polyacanthos*** Mart. var. ***polyacanthos***	NY (1); VEN (1)	2
13	***Desmoncus*** sp.	VEN (1)	1
14	***Euterpe precatoria*** Mart. var. ***longevaginata*** (Mart.) A.J.Hend.	HMBLUZ (2); NY (5); VEN (7)	14
15	***Euterpe precatoria*** Mart. var. ***precatoria***	HERZU (1); NY (1); US (1); VEN (3)	6
16	***Geonoma deversa*** (Poit.) Kunth	HERZU (3); NY (3); US (1); VEN (7)	14
17	***Geonoma interrupta*** (Ruiz & Pav.) Mart.	CAR (1); HMBLUZ (4); NY (5); VEN (9)	19
18	***Geonoma lehmannii*** Burret.	VEN (1)	1
19	***Geonoma macrostachys*** Mart. var. ***acaulis*** (Mart.) Skov ex A.J.Hend.	NY (1); VEN (1)	2
20	***Geonoma undata*** Klotzsch.	HMBLUZ (1)	1
21	***Hyospathe pittieri*** Burret.	CAR (2); HMBLUZ (2); NY (2); US (2); VEN (4)	12
22	***Oenocarpus bataua*** Mart. var. ***bataua***	NY (2); US (1); VEN (2)	5
23	***Oenocarpus mapora*** H. Karst.	HERZU (2); NY (1); US (3); VEN (4)	10
24	***Oenocarpus*** sp.	NY (2); VEN (3)	5
25	***Prestoea acuminata*** (Willd.) H.E.Moore	HMBLUZ (1)	1
26	***Sabal mauritiiformis*** (H.Karst.) Griseb. & H.Wendl.	HMBLUZ (1); NY (6); VEN (6)	13
27	***Wettinia praemorsa*** (Willd.) Wess. Boer.	HMBLUZ (1); HERZU (1); VEN (1)	3
	Total exsiccata		223

De acuerdo a los herbarios revisados, la mayor colección de especies zulianas depositadas corresponde a VEN con 23 taxa específicos e infraespecíficos, seguido de NY (19), HERZU (12), HMBLUZ (10), US (8), CAR (3 taxa específicos) y MYF (1 taxón específico), mientras que el mayor número de ejemplares zulianos depositados corresponde a VEN (100), seguido de NY (58), HERZU (23), HMBLUZ (20), US (15), CAR (6) y MYF (1), para un total de 223 ejemplares depositados en estos 7 herbarios (Fig. 3).

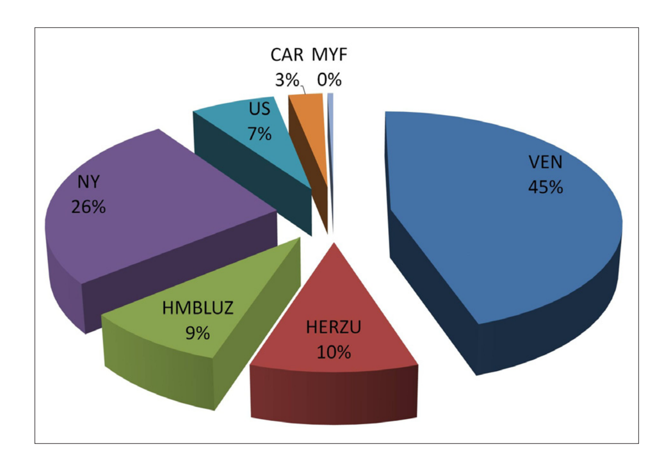


Fig. 3. Porcentaje de colecciones de palmas (Arecaceae) del estado Zulia depositadas en los herbarios revisados.

Si bien el estado Zulia presenta un número significativo de colecciones botánicas de Arecaceae, las especies conocidas para la región han sido colectadas en un limitado conjunto de localidades, por lo cual podría existir un importante vacío de información florística en diferentes zonas críticas agrupadas en esta entidad geopolítica. En la Tabla II se pueden apreciar las principales localidades en donde se han colectado palmas nativas del estado Zulia.

La zona del estado Zulia donde se ha realizado mayor número de colectas de palmas corresponde a la cuenca del río Guasare (municipio Mara), seguida de la zona al suroeste de Machiques-Misión los Ángeles del Tokuko (municipio Machiques de Perijá) y los alrededores de San José de los Altos (municipio Jesús Enrique Lossada). Las zonas donde se han realizado menos colectas botánicas corresponden principalmente a la parte media y el extremo sur de la serranía de Perijá, bosques de la región sur del lago y bosques húmedos de la serranía de Ziruma hacia la parte oriental del estado (Fig. 4).

Los colectores con mayor número de ejemplares depositados son G. Bunting (85 muestras; 18 spp.), J. Steyermark (39 muestras; 14 spp., en gran parte colectadas con G. Davidse y G. Stoddart), J.G.Wessels Boer (10 muestras; 8 spp.) y G. Davidse (14 muestras; 7 spp.). Otros colectores como H. Pittier (quien realizó las primeras colecciones en 1922), E. Foldats, G. Panapera, Hno. Ginés, F. Delascio y J. Benkowski, R. Liesner, L. Aristeguieta y O. Zambrano, han realizado importantes aportes al conocimiento de la flora de palmeras del Zulia. Cabe destacar la importante contribución al conocimiento taxonómico de estas colecciones por parte de G. Wessels Boer, F.W. Stauffer, Y. Espinoza, R. Wingfield, quienes han identificado la mayor parte del material examinado.

Tabla II. Lista de localidades del estado Zulia en donde se han colectado palmas.

Sector	**Número de Taxa**	**Número de colecciones**
Agua Viva (Costa Oriental)	1	3
Alrededores de Casigua-El Cubo	4	11
Alrededores de Lagunillas (Antiguo Dtto. Bolívar)	1	4
Aricuaisá	8	14
Carretera Machiques-Colón	2	6
Carretera Machiques-La Fría	1	4
Carretera Maracaibo-Villa del Rosario	1	2
Carretera Panamericana-Caño Zancudo	3	6
Carretera Panamericana-El Vigía hacia San Cristóbal	1	1
Cerro Las Antenas-Rosario de Perijá	9	13
Cerro Las Antenas-San José de los Altos	1	1
Cerro Los Manantiales	1	2
Ciénaga El Mene	1	1
Ciénaga Juan Manuel de Aguas Claras	1	1
Cuenca del embalse de Burro Negro	6	18
Cuenca del Río Guasare	11	31
Cuenca de los Ríos Socuy-Guasare	5	11
Cuenca del Río Socuy	7	11
Entre el Consejo-El Pensado y el límite con el estado Falcón (Miranda)	3	5
Kunana – Perijá	2	4
Río Chiquito (Costa Oriental)	1	2
Río de Oro	2	4
San José de los Altos	7	17
Santa Bárbara del Zulia	2	4
Sierra de Perijá – Localización inexacta	7	16
SO de Machiques – Misión Los Ángeles del Tokuko	10	28
Vía que conduce entre El Pensado y Las Tres Marías (Antiguo Dtto. Bolívar)	1	1
Zulia – S/L	2	2
Total exsiccata		223

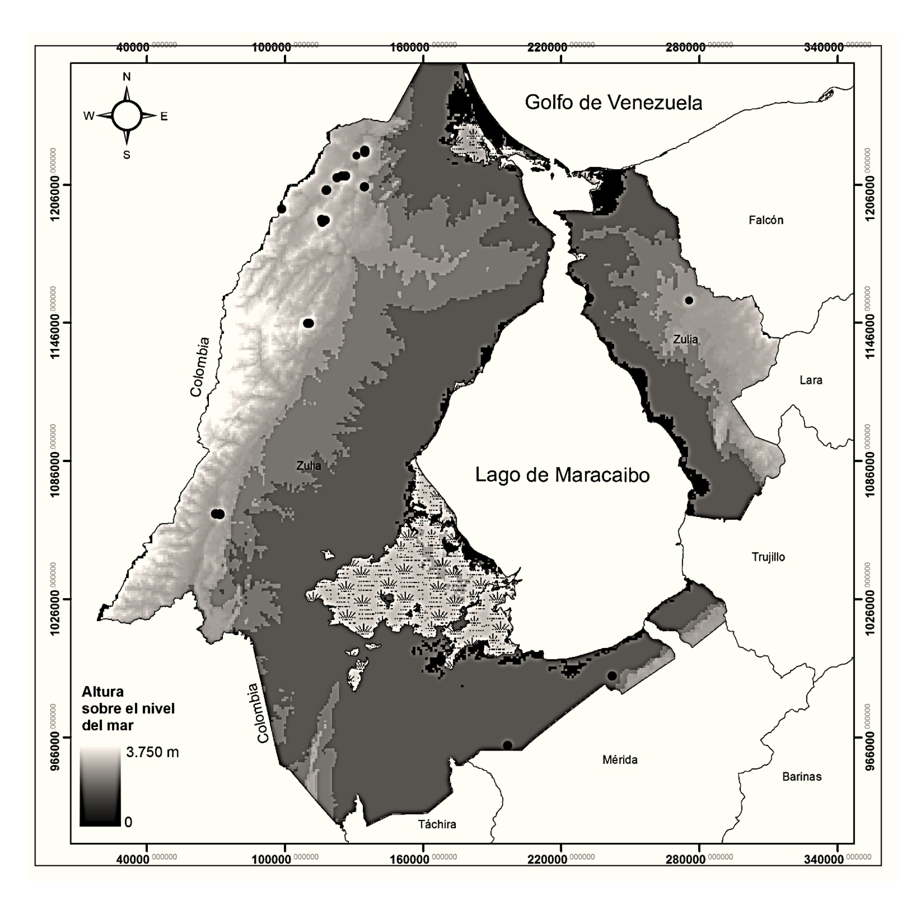


Fig. 4. Mapa de distribución de los sitios de colecta (según información contenida en las exsiccata) de Arecaceae nativas del estado Zulia, Venezuela. Cortesía de Carlos Portillo (Centro de Estudios Botánicos y Agroforestales, IVIC-Zulia 2012).

A nivel histórico, las colecciones de palmas del estado Zulia comenzaron con las exploraciones botánicas de Henri Pittier en 1922; sin embargo, el periodo más productivo para el conocimiento de la flora de palmeras del estado Zulia ocurrió aproximadamente entre 1963 y 1983 (Fig. 5), cuando existió una mayor cantidad de inventarios florísticos en la región, con el voluminoso aporte de instituciones como el servicio botánico del extinto Jardín Botánico de Maracaibo (del cual unas pocas colecciones rescatadas reposan principalmente en los herbarios HERZU y VEN en la actualidad), del Instituto Botánico de Venezuela (actualmente denominado Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Tobías Lasser"), la Fundación La Salle y algunos entes de cooperación internacional.

Entre los resultados obtenidos se confirma que se han realizado estudios significativos en cuanto a la flora de palmeras del Zulia (Espinoza 2008); sin embargo, los esfuerzos de recolección se han concentrado en zonas específicas, pudiendo existir un vacío de información florística en diferentes localidades que pueden ser críticas para el conocimiento de las arecáceas de la región.

Se requiere llevar a cabo un estudio completo de la familia en la región, incorporando localidades que pudieran concentrar una considerable riqueza de especies de palmeras, pero que no han sido estudiadas, como en el caso de la parte media (cerro Tetari, cerro Pintado, Mesa Turik, cuencas del río Apón y del río Palmar) y el extremo sur de la serranía de Perijá (serranías de Canobatupe y de Motilones), bosques de la región Sur del Lago (cuencas de los ríos Santa Ana y Catatumbo, ciénagas de Juan Manuel) y la serranía de Ziruma o El Empalado (cuencas de los ríos Chiquito, Machango y Misoa) hacia la parte oriental del estado.

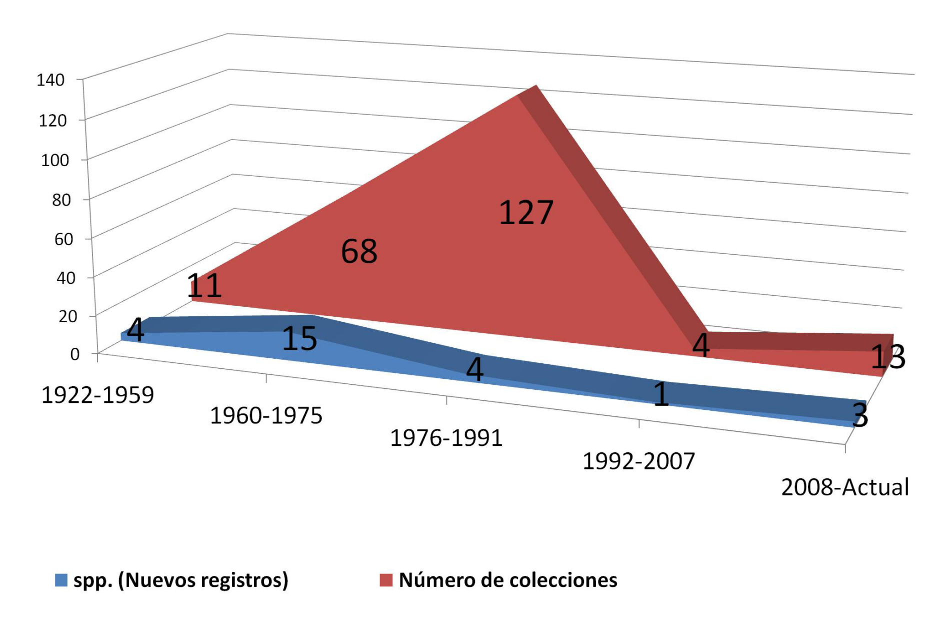


Fig. 5. Número de individuos (rojo) y especies nuevas (azul) para la región zuliana registradas por periodos de colecta de palmeras del estado Zulia de 1992 a 2012.

CONCLUSIONES

Con el presente estudio se amplía el conocimiento florístico de las Arecaceae nativas de la región. Cabe destacar, que si bien en el estado Zulia se han realizado importantes colecciones de palmeras, aún existe un vacío de información en zonas como la serranía de Perijá, bosques pluviales del Sur del Lago y la serranía de Ziruma, por lo cual es necesario el estudio sistemático de la flora de palmeras de la región.

Este trabajo pone en evidencia la importancia crítica de los herbarios para el conocimiento sistemático de la flora de cualquier región del mundo, ofreciendo un medio de almacenamiento y protección de información vegetal valiosa para estudios de diversa índole; la labor realizada en los herbarios visitados ha permitido desarrollar la presente investigación.

AGRADECIMIENTOS

Al personal de los herbarios HERZU, VEN, HMBLUZ, CAR, MYF, NY y US por su amable atención durante las revisiones. A la fundación Provita, por su apoyo para la investigación en conservación de palmeras amenazadas, a través del proyecto N° 2011-19 de la Iniciativa de Especies Amenazadas.

REFERENCIAS BIGLIOGRÁFICAS

Balslev, H. and A. Barfod. 1987. Ecuadorian palms – an overview. Opera Bot. 92: 17-35.

Balslev, H., C. Grandez, N. Paniagua, A. Møller y S. Lykke. 2008. Palmas (Arecaceae) útiles en los alrededores de Iquitos, Amazonía Peruana. Rev. Peru. Biol. 15: 121-132.

Bjorholm, S.J. Svenning, F. Skov and H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. Global Ecol. Biogeog. 14: 423-429.

Borchsenius, F. y M. Moraes. 2006. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). *In*: Moraes, M. B. Øllaard, L. P. Kuist F. Borchsenius H. Basleu. (Eds.). Botánica Económica de los Andes Centrales. 412-433. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 595 p.

Cabrera, H. y R. Wallace. 2007. Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandino-amazónico de Bolivia. Ecol. Bolivia 42: 121-135.

COZUD. 1975. Región Zulia. Estudio para el aprovechamiento racional de los recursos naturales. Departamento de Desarrollo Regional de la OEA. Washington. Estados Unidos de América. 30 p.

Espinoza, Y. 2008. Estado actual de la colección de palmas (Arecaceae) del Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Rev. Peru Biol. 15: 97-101.

Holmgren, P., N. Holmgren and L. Barnett. 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. 8. Edition. New York. United States of America. 693 p.

Hoyos, J. y A. Braun. 2001. Palmas en Venezuela. Autóctonas y exóticas. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. Monografía Nº 47. Caracas. Venezuela. 494 p.

Kahn, F. y C. Arana. 2008. Las palmeras en el marco de la investigación para el desarrollo en América del Sur. Rev. Peru Biol. 15: 5-6.

Sosnowska, J. and H. Balslev. 2008. American palms used for medicine, in the ethnobotanical and pharmacological publications. Rev. Peru Biol. 15: 143-146.

Stauffer, F.W. 1999. Datos preliminares para la actualización de la flora de palmas (Arecaceae) de Venezuela. Acta Bot. Venez. 22: 77-107.

Vormisto, J., J. Svenning, P. Hall and H. Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forest in the western Amazon basin. J. Ecol. 92: 577-588.